Bull. Ecol., 1981, t. 12, 1, p. 61-72.

NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LES RELATIONS ENTRE LES PEUPLEMENTS DE *BRACHYPODIUM SILVATICUM* (Huds.) P.B. ET L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE D'UN HUMUS SOUS HÊTRAIE

par G. LEMÉE et J.P. CANCELA DA FONSECA

Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Paris-Sud, Orsay,
et Laboratoire de Biologie végétale et Ecologie forestière, Université de Paris VII, Fontainebleau
(avec la collaboration technique de B. Legay, C.N.R.S.)

RÉSUMÉ

Parmi les modifications apportées sous hêtraie aux caractères de l'humus par les peuplements de Brachypodium silvaticum *comparativement à l'humus sans végétation herbacée, différents aspects ont été considérés.*

La litière assure un apport supplémentaire de matière organique et d'éléments minéraux, en particulier N et P. Les racines sont riches en Ca qui contribue, après leur nécrose, à l'élévation du pH de l'humus. La dégradation de la matière organique est accélérée comme le montrent les tests d'activité cellulolytique et protéolytique in situ ; *il en est de même de la minéralisation du carbone et de l'azote* in vitro.

Il a été montré expérimentalement que la minéralisation du carbone et de l'azote est favorisée par la porosité élevée dans la rhizosphère du brachypode alors qu'aucun effet n'est constaté sur l'humus nu dont la porosité a été artificiellement augmentée.

Le peuplement des Microarthropodes (Collemboles et Acariens) montre des convergences avec celui des sols prairiaux : densité plus faible des Acariens Oribates, rapport Acariens/Collemboles moins élevé que dans l'humus nu. Par contre, la production importante de nitrates oppose la hêtraie à brachypode aux prairies naturelles.

SUMMARY

Modifications in humus characteristics due to a population of Brachypodium silvaticum *were compared to humus without herbaceous vegetation under beech stands.*

The grass litter furnishes additional organic material and mineral elements, in particular N and P. The calcium-rich roots contribute after their necrosis to a rise in humus pH. The decomposition and mineralization of organic material are increased as revealed by in situ *tests of cellulolytic and proteolytic activities as well as the* in vitro *mineralization of carbon and nitrogen.*

It has been shown experimentally that mineralization activities are favoured by the high humus porosity within the Brachypodium *rhizosphere, whereas no effect is noted in bare humus when the porosity is increased artificially.*

The Microarthropods populations (Collembola and Acari) associated with brachypods show similarities to those present in meadow soils : lower density of Acari Oribatei and lower Acari/Collembola ratio than that found in bare surfaces. In contrast, beechwood soils with Brachypodium *exhibit a high nitrate production as opposed to low production in meadows.*

INTRODUCTION

Les formations forestières se caractérisent par une plus ou moins grande hétérogénéité latérale dont les causes sont diverses. Parmi celles-ci, les peuplements discontinus d'espèces des strates inférieures introduisent sous une canopée uniforme des variations dans la couverture organique, les cycles biogéochimiques, la microflore et la petite faune. Il n'a encore été apporté que peu d'attention à la diversité écologique introduite par ces mosaïques. C'est dans cette perspective que nous avons entrepris des observations sur l'action des peuplements d'une Graminée, le *Brachypodium silvaticum,* sur différents caractères de l'humus sous une hêtraie non exploitée de la forêt de Fontainebleau. A la suite des premiers résultats qui ont fait l'objet d'une précédente publication (LEMÉE, 1975), diverses recherches ont été faites qui apportent une nouvelle contribution à la connaissance des actions des strates graminéennes forestières sur le sol.

CARACTÈRES STATIONNELS

Les observations ont été poursuivies dans la Réserve biologique de la Tillaie (parcelle n° 270-271 du nouvel aménagement), qui est une hêtraie presque pure reposant sur une séquence de sols différents (BOUCHON *et al.,* 1973). Le stade de futaie sur sol lessivé comporte une strate herbacée dont les espèces dominantes forment une mosaïque où les peuplements de *Brachypodium silvaticum* entrent pour 30 %. Ce brachypode est une Graminée cespiteuse dont les touffes sont en densité plus ou moins grande; les peuplements denses comportent de 9 à 11 touffes par m^2. Si le sol est nu entre celles-ci, leurs racines colonisent en fait entièrement l'humus. Cet horizon organo-minéral a les caractères d'un mull-moder assez homogène épais de 6 à 8 cm.

Les comparaisons antérieurement décrites (LEMÉE, 1975) entre caractères physico-chimiques de cet horizon humique sous peuplements de brachyode et sous surfaces nues ont montré une porosité totale et une capacité en air sensiblement plus grandes sous la Graminée ainsi qu'un pH plus élevé associé à un rapport C/N plus faible et à une teneur en bases échangeables plus grande due à une élévation de la quantité de Ca^{++}. Le maximum très accentué dans la tranche granulométrique de 0,1 - 0,2 mm, la très faible teneur en argile, l'acidité sont des facteurs défavorables à l'édification d'agrégats. L'humus nu a une structure fondue avec une porosité totale médiocre, comprise entre 50 et 55 %. Par contre, à l'intérieur de la rhizosphère du brachypode, l'humus est pourvu d'une structure « floconneuse » avec une porosité totale s'élevant à 65 % et plus. La macroporosité, volume occupé par l'air lorsque le sol a sa charge capillaire complète en eau, est de l'ordre de 25 % seulement dans l'humus nu et s'élève à 45 % dans l'humus sous brachypode, assurant à ce dernier une meilleure aération. Le tableau I donne quelques caractères de l'humus de la placette où ont été faites les présentes observations.

TABLEAU I

Quelques caractères de l'humus des placettes étudiées.

	Densité apparente	Matière organique (1)	N total (1)	C/N	pH
Humus nu	1,19	4,1	0,15	13,4	4,3
Humus sous brachypode	0,94	4,0	0,16	13,0	4,65

(1) Pour 100 de terre sèche à 100°C.

RÉSULTATS

Parmi les caractères de l'humus susceptibles d'être modifiés par les peuplements de *Brachypodium silvaticum,* nous avons considéré la production de litière de cette espèce, son action sur la vitesse de dégradation de molécules organiques introduites dans

l'humus, les relations entre la porosité et la minéralisation du carbone et de l'azote, l'action sur le peuplement de microarthropodes.

LA LITIÈRE DU *Brachypodium silvaticum*.

La biomasse aérienne constituée des parties vivantes et des parties mortes non encore incorporées à la litière (« standing crop ») atteint une valeur moyenne de 90 g m^{-2} en septembre. La biomasse des organes souterrains est à la même époque de 50 g m^{-2}. Le tableau II donne la teneur et la quantité par unité de surface des éléments majeurs incorporés dans la biomasse. La comparaison avec l'apport annuel de bioéléments par la litière du hêtre (feuilles, écailles, branches mortes) (LEMÉE *et al.,* 1978) montre que les organes aériens du brachypode augmentent cet apport de 30 % pour N, 35 % pour P et K, mais seulement de 8 % pour Ca et 10 % pour Mg. Des échantillons exposés in situ en filets de nylon à mailles de 1,5 mm ont montré que cette litière se décompose plus rapidement que celle des feuilles du hêtre : le temps de demi-décomposition est de 8 à 9 mois contre 16 à 20 pour le hêtre.

Les racines, dont la biomasse (racines vivantes + racines mortes non décomposées) est en septembre de 45 g m^2, renferment en septembre-octobre deux fois plus de calcium et de magnésium que les parties aériennes, soit la même quantité par m^2 de peuplement (tableau II). Elles sont en majorité concentrées dans l'horizon humifère et leurs bioéléments immédiatement incorporés à celui-ci après la mort des racines. Dans l'ignorance de leur durée de vie moyenne, il est impossible d'évaluer leur apport annuel, mais l'on peut avancer que la plus grande richesse en Ca échangeable de l'humus sous brachypode provient pour une grande partie des racines de cette plante.

ACTIVITÉS CELLULOLYTIQUE ET PROTÉOLYTIQUE.

L'activité cellulolytique a été suivie *in situ* par l'enfouissement vertical de papier-filtre sur double épaisseur formant un rectangle de 10 × 6 cm et enfermé dans une enveloppe en filet plastique à mailles de 1,5 mm d'ouverture. Dix enveloppes ont été mises en place pendant six semaines dans l'horizon humifère au contact de touffes de brachypode et dix autres sur une surface voisine sans végétation herbacée. L'activité cellulolytique est exprimée par la perte de poids du papier-filtre.

L'activité protéolytique a été appréciée par l'attaque de la gélatine de films pour radiographie, selon la méthode de REMACLE et DE LEVAL (1964). Ces films, découpés en rectangles de 9 × 6,5 cm, portent de la gélatine sur les deux faces. Ils étaient mis en place à raison de dix par station comme les papiers-filtres et à côté de ceux-ci, mais retirés après deux semaines. L'azote résiduel était alors dosé par la méthode de Kjeldahl. Les résultats sont exprimés en pour 100 d'azote disparu.

On voit, figure 1, que ces deux activités ont varié considérablement au cours de l'année, la protéolyse ayant atteint son maximum un peu plus tôt que la cellulolyse. La relation avec la température est évidente; cependant la faiblesse de la cellulolyse en juillet par rapport à août-septembre semble imputable à la sécheresse exceptionnelle de ce mois. La pro-

TABLEAU II

Teneur, en % de la matière sèche, en bioéléments du Brachypodium silvaticum, et quantité en g par m^2.

	N		P		K				Mg	
	% m.s.	g/m²	% m.s.	g/m²	% m.s.	g/m²	% m.s.	g/m²	% m.s.	g/m²
Parties aériennes	1,91	1,72	0,083	0,075	1,33	1,2	0,42	0,38	0,081	0,073
Parties souterraines	1,60	0,80	0,067	0,033	0,32	0,16	0,85	0,42	0,17	0,085

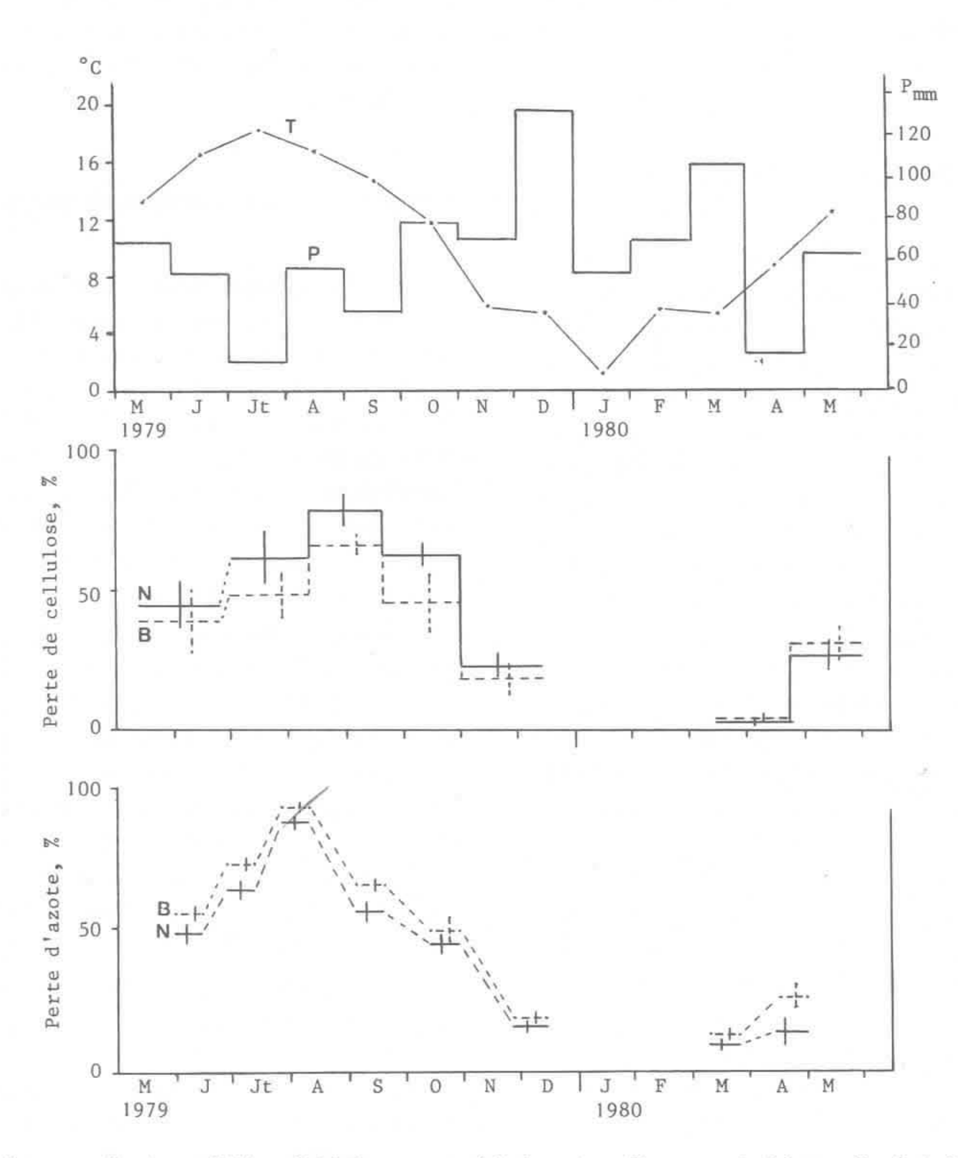


FIG. 1. — Evolution annuelle des activités cellulolytique et protéolytique dans l'humus colonisé par *Brachypodium silvaticum* (B) et dans l'humus sans végétation herbacée (N), et variation mensuelle de la température (T) et de la pluviométrie (P).

téolyse a été significativement plus active entre avril et septembre dans le peuplement de brachypode, mais non d'octobre à mars où elle est faible. Par contre, la cellulolyse a été plus importante dans l'humus nu, bien que de façon non significative, sauf entre le 20 septembre et le 30 octobre.

RELATIONS ENTRE LA POROSITÉ ET LA MINÉRALISATION DU CARBONE ET DE L'AZOTE.

Une expérimentation a été réalisée pour tester l'hypothèse d'une action directe du degré de porosité sur l'activité de minéralisation de la matière orga-

nique qui est différente entre l'humus nu et celui de la rhizosphère de *Brachypodium silvaticum* (LEMÉE, 1975).

a) *Dispositif expérimental.*

Dans toute l'épaisseur de l'horizon humifère, 3 kg de terre ont été prélevés dans le sol nu N et dans le sol couvert par un peuplement de brachypode B. Après tamisage et enlèvement des racines, on a rempli des boîtes métalliques d'un volume de 250 cm^3, d'une hauteur de 6,5 cm et d'un diamètre intérieur de 7 cm, en compactant le sol au fur et à mesure du remplissage de façon à assurer une densité apparente uniforme. Cette densité était de 0,9 (d) et de 1,2 (D), correspondant respectivement à celles de l'humus sous brachypode et de l'humus nu, soit 225 g de terre sèche à 100° dans le premier cas et 300 g dans le second. L'humidité avait été préalablement ajustée à la capacité de rétention capillaire, comprise entre 18 et 21 % du poids de terre sèche.

Quatre échantillons de six boîtes étaient ainsi réalisés, représentant les quatre conditions suivantes : Nd, ND, Bd, BD. Selon la méthode simple décrite par Y. DOMMERGUES (1960), ces boîtes étaient enfermées chacune dans un bocal à conserves de 1 litre, sur un support les maintenant au-dessus d'une coupelle renfermant 20 ml d'une solution de NaOH normale. L'ensemble était mis en incubation à 28 °C pendant 6 semaines. Chaque semaine le CO_2 dégagé était dosé par mesure du taux de carbonatation de la soude. La teneur initiale en carbone organique a été dosée par la méthode Anne.

L'azote minéral était extrait par la méthode de Dewarda et dosé au moyen d'une électrode spécifique pour NH_3 reliée à un millivoltmètre (BANWART *et al.,* 1972) avant l'incubation et à la fin de celle-ci, la différence représentant la minéralisation nette en 6 semaines. L'azote total initial a été dosé par la même méthode que l'azote minéral, après minéralisation selon la méthode Kjeldahl.

b) *Minéralisation du carbone.*

Le tableau III présente la quantité de carbone dégagé sous forme de CO_2 en 6 semaines par rapport au carbone organique initial sur des échantillons prélevés aux différentes saisons. On constate que pour l'humus nu l'effet de densité a été nul, sauf en octobre où la faible densité a stimulé la biodégradation, alors la faible densité a été favorable quatre fois sur cinq pour l'humus provenant du peuplement de brachypode; c'est en hiver qu'aucun effet n'a été constaté.

TABLEAU III

Carbone minéralisé en 6 semaines à 28 °C dans l'humus nu et sous brachypode en conditions de densité apparente faible (d) et forte (D), en pour 1000 du carbone total.

Date de prélèvement	Humus nu		Sous brachypode	
	d	D	d	D
14.02.74	49,3	49,8	65,8	66,9
4.10.74	39,1 *	34,3	56,6 *	50,4
24.01.75	60,4	59,3	59,1 *	51,8
21.05.75	39,9	41,9	51,1 *	41,7
16.09.75	31,7	30,5	47,3 *	43,9
Moyennes	44,1	43,2	56,0 *	50,9

* P = 0,95

La comparaison, à même densité apparente, entre humus nu et sous brachypode a montré, à une exception près, dans chaque densité une minéralisation du carbone très significativement supérieure dans l'humus provenant du peuplement de brachypode. Dans les densités reconstituant les conditions naturelles, ND et Bd, le dégagement de CO_2 par rapport au carbone total a été en moyenne de 1,3 fois plus élevé dans l'humus sous brachypode, Bd.

L'évolution saisonnière montre que la plus forte proportion de carbone minéralisé a été observée sur des prélèvements hivernaux. Une semblable évolution a été observée par FAILLE (1975) dans la même localité et par BILLÈS *et al.* (1971) dans la chênaie de *Quercus ilex* sur sol rouge méditerranéen bruni-

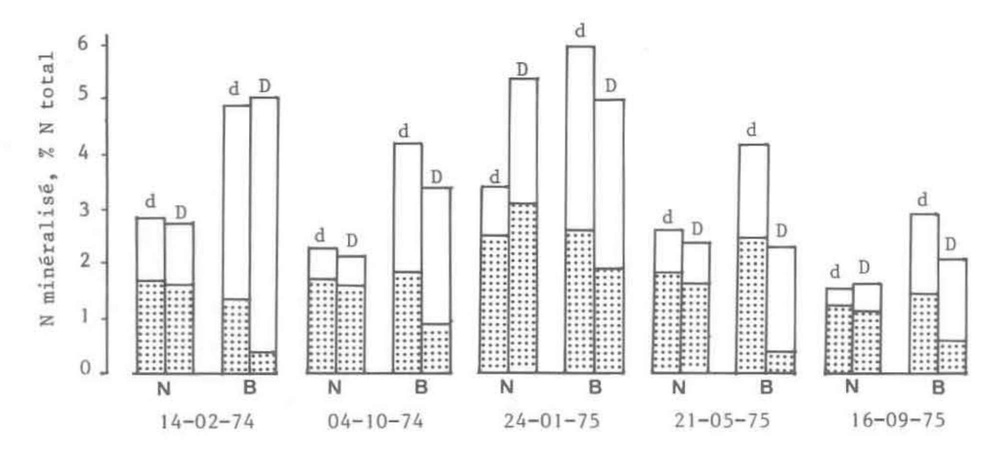


FIG. 2. — Azote minéralisé en 6 semaines d'incubation à 28 °C de l'humus nu N et sous peuplement de brachypode B, aux densités apparentes en conditions naturelles du premier, D, et du second, d, prélevés à différentes saisons. En pointillés, N ammoniacal ; en blanc, N nitrique.

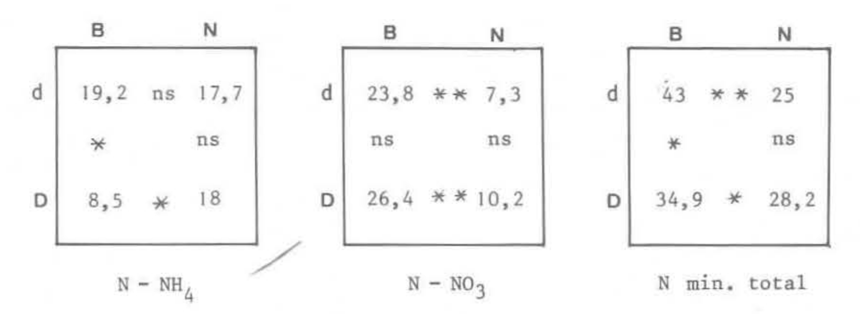


FIG. 3. — Production nette d'azote ammoniacal, nitrique et minéral total de l'humus provenant de peuplements de brachypode B et de surfaces nues N, aux densités apparentes de 0,9 (d) et 1,2 (D), en pour 1 000 de l'azote total (valeurs moyennes des 5 prélèvements fig. 2). **, différence significative au risque de 1 % ; *, id. au risque de 5 % ; n.s., différence non significative.

fié. On peut penser qu'en cette saison l'activité réduite des microorganismes laisse une plus grande quantité de molécules organiques minéralisables disponibles.

c) *Minéralisation de l'azote.*

La comparaison aux deux densités réalisées de la production nette d'azote minéral rapportée à l'azote total (fig. 2) montre pour l'humus provenant du peuplement de brachypode un effet significativement favorable au risque de 1 % de la faible densité, avec une exception en février 1974, et pour l'humus nu l'absence d'un effet de la densité à l'exception de janvier 1975 où la diminution de densité a été favorable. Comme pour le carbone, la minéralisation de l'azote a été la plus élevée dans les prélèvements hivernaux.

Les résultats globaux de la minéralisation nette par rapport à l'azote total (fig. 3) montrent que celle-ci a été significativement plus grande dans la rhizosphère du brachypode que dans l'humus nu avec un rapport de 1,7 à la faible densité, de 1,25 à la forte densité. Si l'on compare ces deux humus à la densité reconstituant leur densité naturelle, ND et Bd, ce rapport est de 1,4.

Plus encore que la production d'azote minéral, l'intensité de la nitrification diffère, pour une même

densité apparente, selon l'origine de l'humus en faveur de celui du peuplement de brachypode (fig. 2 et 3). Cette différence se retrouve lorsqu'elle est rapportée à l'azote minéralisé, comme le montrent les pourcentages suivants :

	Humus sous brachypode	Humus nu
Faible densité, d.....	55,3 %	29,2 %
Forte densité, D	75,6 %	36,2 %

Par contre, la densité apparente est sans effet sur la nitrification rapportée à l'azote total; il semblerait donc que la nitrification hétérotrophe, comme la nitrification autotrophe, ne soit pas affectée par une aération réduite.

INFLUENCE SUR LA FAUNE DES MICROARTHROPODES DE LA LITIÈRE ET DE L'HUMUS.

Les modifications dans la matière organique constatées sous les peuplements de *Brachypodium silvaticum* peuvent être dues partiellement à leur action sur la faune de microarthropodes. Dans cette hypothèse, des prélèvements ont été effectués simultanément dans un peuplement et dans une surface voisine sans strate herbacée.

a) *Méthode.*

Des échantillons étaient constitués par huit prélèvements de 5 cm de diamètre à trois niveaux : litière (L + F), partie supérieure de l'horizon humifère (A_s, 0-3 cm) et partie inférieure de celui-ci (A_i, 3-6 cm). Ces échantillons ont été pris à deux époques de l'année 1973 : août et novembre. Des travaux réalisés antérieurement sur le même sol nu (ATHIAS et CANCELA DA FONSECA, 1976, 1978) avaient montré en effet que le mois de novembre était celui où la densité des Acariens et Collemboles est la plus élevée et que le mois d'août est un des mois de densité minimale.

Trois groupes de microarthropodes ont été dénombrés : les Collemboles, les Acariens Oribates et les autres Acariens. Cette étude est globale, l'identification spécifique n'ayant pas été réalisée.

La moyenne mensuelle de la température du sol à — 1 cm, la quantité de pluie parvenue au sol et la teneur en eau des échantillons de litière et de sol par rapport au poids sec font l'objet du Tableau IV.

TABLEAU IV

Teneur en eau des échantillons prélevés et conditions climatiques des mois correspondants.

	Août	Novembre 1973
Teneur en eau (1)		
sol nu, L + F	57,4 ± 22,2(2)	178,9 ± 28,6
As	12,6 ± 0,60	23,8 ± 3,40
Ai	9,6 ± 0,90	17,9 ± 1,90
sous brachypode, L + F	35,6 ± 4,04	102,5 ± 14,5
As	18,2 ± 1,28	22,2 ± 1,41
Ai	11,7 ± 0,52	15,6 ± 0,37
Température moy. à – 1 cm	17,5	7,4
Précipitations au sol, mm	27	28,3

(1) Pour 100 du poids sec.
(2) Moyenne ± erreur standard de la moyenne ; n = 5.

b) *Résultats* (Tableau V).

Les densités globales estimées au m² sont plus élevées au mois de novembre qu'au mois d'août aussi bien dans le sol à *B. silvaticum* que dans le sol nu.

L'analyse par niveaux montre des différences significatives entre la station à *B. silvaticum* et celle à sol nu au mois d'août pour tous les groupes, dans la litière et dans le niveau humifère supérieur, tandis qu'en novembre les différences significatives concernent seulement les Acariens Oribates dans l'ensemble de l'horizon humifère et les autres Acariens dans sa partie inférieure. Ainsi sous le peuplement de brachypode les Acariens Oribates sont significativement moins nombreux dans le niveau A_s en août et novembre, et dans l'horizon A_i en novembre, les Collemboles dans le niveau A_s en août, les autres Acariens dans le niveau A_s en août et dans le niveau A_i en novembre. Contrairement à ce qui a été observé dans le sol, les trois groupes ont eu au mois d'août des effectifs significativement plus élevés dans la

TABLEAU V

Densités par m² des groupes de Microarthropodes présents dans la litière et l'humus sous le Brachypodium silvaticum et dans les surfaces nues.

Niveaux	Groupes	Août 1973			Novembre 1973		
		B. silvaticum	Sol nu	(1)	*B. silvaticum*	Sol nu	(1)
Litière (L + F)	Collemboles	10 000	3 700	*	21 200	25 700	n.s.
	Oribates	22 900	7 700	**	26 900	27 100	n.s.
	Autres Acariens	6 100	3 000	*	6 200	7 500	n.s.
	Total	39 000	14 400		54 300	60 300	
Niveau humifère supérieur (As)	Collemboles	2 600	13 700	*	13 200	16 000	n.s.
	Oribates	500	6 100	**	3 900	18 700	*
	Autres Acariens	800	4 200	(*)	2 800	6 100	n.s.
	Total	3 900	24 000		19 900	40 800	
Niveau humifère inférieur (Ai)	Collemboles	100	900	n.s.	4 200	5 400	n.s.
	Oribates	100	300	n.s.	100	1 600	**
	Autres Acariens	0	1 900	n.s.	0	3 800	***
	Total	200	3 100		4 300	10 800	
Horizon humifère total (As + Ai)	Collemboles	2 700	14 600		17 400	21 400	
	Oribates	600	6 400		4 000	20 300	
	Autres Acariens	800	6 100		2 800	9 900	
	Total	4 100	27 100		24 200	51 600	
Total général (L + F + As + Ai)	Collemboles	12 700	18 300		38 600	47 100	
	Oribates	23 500	14 100		30 900	47 400	
	Autres Acariens	6 900	9 100		9 000	17 400	
	Total	43 100	41 500		78 500	111 900	

(1) Test de signification: test t de Student. Seuils: (*) presque 5 % ; * 5 % ; ** 1 % ; *** 0,1 %.

litière sous brachypode que dans la litière du sol nu, ce qui a conduit à un total identique pour l'ensemble litière-humus.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Les variations en mosaïque des espèces sociales de la strate herbacée qui sont fréquemment observées sous les hêtraies peuvent être liées à des différences dans les caractères des horizons humifères et constituer ainsi un facteur d'hétérogénéité non seulement floristique, mais aussi écologique. Tel est le cas des peuplements de *Brachypodium silvaticum* qui forment un élément important de la mosaïque herbacée de la hêtraie sur sol lessivé des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau.

L'influence directe du brachypode sur l'humus consiste essentiellement en un apport supplémentaire de matière organique et en une action rhizosphérique. Cet apport n'est pas négligeable puisqu'il représente, pour les parties aériennes, un cinquième de la litière annuelle du hêtre (feuilles + écailles + branches mortes); il est sensiblement plus riche en N et P, un peu plus en K, mais beaucoup moins en Ca et Mg. HÖHNE (1963) et DENAYER DE SMET (1964) trouvèrent pour cette même espèce des teneurs en éléments majeurs semblables, à l'exception du potassium, sur des sols bruns acides et désaturés proches du nôtre; DUVIGNEAUD et DENAYER DE SMET (1970) font d'ailleurs figurer le *Brachypodium silvaticum* dans leur groupe des Graminées « oligocalciphores ». Quelques auteurs ont insisté sur l'activation et l'augmentation du flux de bioéléments sous l'effet de la strate herbacée forestière, comme NESHATAEV *et al.*

(1966) dans les chênaies âgées d'URSS. Les nombreuses racines fines qui colonisent l'humus, riches par contre en calcium, y sont à leur mort incorporées directement. Malgré ces apports complémentaires de matière organique, la quantité contenue dans l'horizon humifère par unité de surface est plus faible que dans les aires nues, ce qui indique une activité de minéralisation plus grande. La minéralisation du carbone *in vitro* est en effet plus importante dans l'humus prélevé sous les peuplements de brachypode. Il en est de même de celle de l'azote, aussi bien *in situ* (LEMÉE, 1975) que *in vitro*.

Cette augmentation d'activité peut être attribuée à plusieurs causes, d'ailleurs plus ou moins interdépendantes : l'élévation du pH liée à l'apport de calcium par les racines mortes de la Graminée, la stimulation microbienne par les exsorptions racinaires dans la rhizosphère, l'amélioration par augmentation de la microporosité.

Les actions sur l'humus rhizosphérique consistent en une stimulation inégale des groupes physiologiques de dégradation de la matière organique. Le cycle de l'azote est particulièrement stimulé à tous les niveaux : protéolyse, ammonification et surtout nitrification hétérotrophe. REMACLE (1966), utilisant la méthode de numération de germes par suspension en milieux électifs, constata une stimulation des germes protéolytiques, nitreux et nitriques dans la rhizosphère de *Poa chaixii* sur moder en chênaie; par la même méthode, REMACLE et DE LEVAL (1975) observèrent une activité potentielle plus grande dans un peuplement de *Festuca silvatica* sous hêtraie que dans la hêtraie nue.

Le déterminisme de l'apparition d'une structure floconneuse fine liée à une plus grande porosité n'a pas été recherché, mais son action sur l'activité de minéralisation du carbone et de l'azote a été établie expérimentalement. L'humus provenant des surfaces nues ne subit pas de modifications de celle-ci lorsqu'on l'amène à la densité apparente de l'humus rhizosphérique; inversement l'humus rhizosphérique subit une baisse sensible de ses activités minéralisatrices lorsque sa densité apparente est élevée à celle de l'humus nu. Le rapport C_m/N_m du carbone minéralisé à l'azote minéralisé est plus élevé à la faible densité pour l'humus nu et à la forte densité pour l'humus sous brachypode, ce qui montre que la respiration est plus sensible que la minéralisation nette de l'azote aux changements des conditions naturelles d'aération, au moins pendant les six semaines d'incubation. Cette divergence de comportement des deux échantillons vis-à-vis de l'aération peut être imputée à des différences dans la composition du substrat minéralisable et dans celle de la microflore.

Les résultats publiés antérieurement (LEMÉE, 1975) rendent possible une comparaison entre l'azote minéralisé *in situ* en une année et en étuve en six semaines (Tableau VI). Elle montre que la minéralisation nette *in situ* et *in vitro* à même densité apparente est identique dans le cas de l'humus nu alors qu'elle est plus importante *in situ* dans l'humus de la station à brachypode. Quant à la nitrification, elle est plus active dans les deux humus en place. Cependant, rapportées non plus au carbone ou à l'azote total, mais à l'unité de volume, les valeurs comparées de la minéralisation sont modifiées. En raison de la différence de densité apparente, celle du carbone devient identique dans les deux humus tandis que celle de l'azote reste inférieure dans l'humus nu. L'épaisseur de l'horizon humique étant identique sous les surfaces nues et à brachypode, on peut penser que ces relations s'appliquent aux conditions naturelles; l'identité de l'activité cellulolytique et la différence dans celle de la protéolyse observées *in situ* (fig. 1), comme la valeur plus élevée du rapport C/N dans l'humus nu, vont dans le même sens.

La présence de peuplements graminéens sous forêt conduit à poser la question d'une possible convergence de leurs caractères rhizosphériques avec ceux des prairies permanentes. En fait on constate une opposition dans la teneur en nitrates dont de nombreux auteurs ont constaté que le niveau reste bas sous prairie tout en étant partagés sur les causes de ce phénomène (voir WOLDENDORP, 1975). Le *Calamagrostis epigeios,* autre Graminée colonisant les mêmes sols de la forêt de Fontainebleau, mais localisée aux surfaces découvertes, a montré des actions rhizosphériques semblables à celles du *B. silvaticum*

TABLEAU VI

Minéralisation de l'azote comparée en conditions naturelles et d'incubation à 28 °C, à même densité apparente, dans l'humus nu et dans l'humus sous brachypode, en pour 1000 de l'azote total.

	Humus nu		Humus sous brachypode	
	Conditions naturelles (1 an)	Conditions expérimentales (6 semaines)	Conditions naturelles (1 an)	Conditions expérimentales (6 semaines)
$N - NH_4$	11,65	18	14,3	19,2
$N - NO_3$	17,7	10,2	31,6	23,8
N minéral total	29,35	28,2	54,9	43
$N - NO_3$/N min. tot.	0,6	0,36	0,73	0,55

sur l'augmentation de la porosité et des activités microbiologiques (FAILLE, 1977) avec cependant des différences dans l'évolution annuelle de cette dernière.

Par contre, une certaine convergence avec les formations prairiales s'observe au niveau du peuplement des microarthropodes. Ainsi la densité des Acariens Oribates varie dans les sols forestiers entre 50 000 et 300 000 individus/m² tandis que celle-ci est dans les prairies de l'ordre de 20 000 individus/m² (LEBRUN, 1971); par contre les Collemboles peuvent être aussi nombreux dans les sols de prairie que de forêt, leur densité variant en général entre 5 000 et 50 000 individus/m² (WALLWORK, 1970). Ces différences s'observent aussi dans la présente étude, où les Acariens Oribates et autres sont nettement moins nombreux dans l'humus sous brachypode, tandis que les Collemboles, significativement moins nombreux dans celui-ci en août, atteignent des densités semblables dasn les deux stations en novembre (Tableau V). Toutefois il est intéressant de noter que le rapport Acariens/Collemboles estimé pour le niveau As du sol à brachypode (A/C = 0,5) est proche du rapport obtenu par des pâturages sur sol sableux (A/C = 0,6; VAN DER DRIFT, 1964, cité par LEBRUN, 1971). Or les sols de la Tillaie sont constitués essentiellement par les sables de Fontainebleau. Les travaux de LIONS (1965) sur les Acariens Oribates de la chaîne de la Trévaresse ont aussi montré que les effectifs de Microarthropodes du sol d'une pelouse à *Brachypodium phoenicoides* étaient de 27 à 40 % moins nombreux que ceux de chênaies à *Quercus pubescens* et *Q. ilex* adjacentes, et que ceux des Acariens Oribates et des autres Acariens étaient respectivement de l'ordre de 24 à 33 % et de 21 à 39 % moins élevés.

En ce qui concerne la litière, un fait remarquable, mais difficile à expliquer, est celui des plus fortes densités de Microarthropodes sous le peuplement de brachypode au mois d'août alors qu'elles ne sont pas plus élevées en novembre. Il est certain qu'on ne peut pas attribuer aux facteurs hydriques (Tableau IV) les différences observées, mais la température peut avoir eu une influence sur les effectifs globaux respectifs d'août et de novembre. Il faut aussi évoquer une influence possible de l'apport massif de litière de feuilles en automne. Quant au rapport Acariens/Collemboles, la seule similitude avec des travaux réalisés par d'autres auteurs est fournie par la litière d'une prairie belge où LEBRUN (1971) trouva un rapport de 3,2 alors que dans le préesnt travail il est de 2,9 en août; il est vrai que la litière est ici un mélange de hêtre et de brachypode. En conclusion, bien qu'intégrés dans l'ensemble forestier, les horizons organiques du sol sous *B. silvaticum* sont, du point de vue des Microarthropodes édaphiques, plus proches de ceux des sols prairiaux que de ceux des sols forestiers. On était arrivé à une conclusion semblable en ce qui concerne l'activité de certains Isopodes dans une placette à *Festuca heterophylla* proche des placettes étudiées ici (CANCELA DA FONSECA et MEZIANE, 1978).

Par ailleurs nous avons déjà souligné le rôle de protection par le brachypode contre la tendance

à la podzolisation du sol ainsi que l'action favorable sur sa croissance joué par l'augmentation de la porosité sous ses peuplements, constituant ainsi un effet de feed-back (FARÈS-HAMAD, in LEMÉE, 1975). Les peuplements de *Brachypodium silvaticum* — et sans doute les autres peuplements herbacés à des degrés divers — introduisent dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers un élément de complexité complémentaire avec des modifications qui vont dans le sens d'une plus grande stabilité.

BIBLIOGRAPHIE

ATHIAS (C.) et CANCELA DA FONSECA (J.P.), 1976. — Microarthropodes édaphiques de la Tillaie (Forêt de Fontainebleau) : composition et distribution spatio-temporelle d'un peuplement en placette à litière de hêtre pure (Acariens et Collemboles). *Rev. Ecol. Biol. Sol,* **13**, 315-329.

BANWART (W.L.), TABATABAI (M.A.) et BREMNER (J.M.), 1972. — Determination of ammonium in soil extracts and water samples by an ammonia electrode. *Comm. in Soil Sci. and Plant Analysis,* **3** (6), 449.

BILLÈS (G.), CORTEZ (J.) et LOSSAINT (P.), 1971. — L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. I. Minéralisation du carbone. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* **8**, 375-395.

BOUCHON (J.), FAILLE (A.), LEMÉE (G.), ROBIN (A.M.) et SCHMITT (A.), 1973. — *Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau.* Univ. Paris-Sud, Labor. d'Ecol. vég., Orsay, 12 p., 3 cartes.

CANCELA DA FONSECA (J.P.) et MEZIANE (L.), 1978. — Macroarthropodes : abondance relative et activité saisonnière de quelques groupes. (G. LEMÉE, La hêtraie naturelle de Fontainebleau). In : M. LAMOTTE et F. BOURLIÈRE éd., *Problèmes d'Ecologie, Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres,* Masson, Paris : 116-119.

DENAYER DE SMET (S.), 1964. — Note sur la composition minérale des Graminées et plantes graminoïdes des tapis végétaux naturels de Belgique. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.,* **97**, 19-25.

DOMMERGUES (Y), 1960. — La notion de cœfficient de minéralisation du carbone dans les sols. *Agron. trop.,* **15**, 54-60.

DRIFT (J. van der), 1964. — Soil fauna and soil profile in some inland dune habitats. In : A. JONGERIUS Ed., *Soil micromorphology,* Elsevier, Amsterdam : 69-81.

DUVIGNEAUD (P.) et DENAYER DE SMET (S.), 1970. — Phytogéochimie des groupes écosociologiques forestiers de Haute-Belgique. I. Essai de classification phytochimique des espèces herbacées. *Œcol. Plant.,* **5**, 1-32.

FAILLE (A.), 1975. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VI. Influence tardive du clairiérage sur les humus. *Œcol. Plant.,* **10**, 309-330.

HÖHNE (H.), 1963. — Der Mineralstoff- und Stickstoffgehalt von Waldbodenpflanzen in Abhangigkeit vom Standort. *Arch. f. Forstwesen,* **12**, 791-805.

LEBRUN (P.), 1971. — Ecologie et biocénotique de quelques peuplements d'Arthropodes édaphiques. *Mém. Inst. royal Sc. nat. Belg.,* **165**, 1-203.

LEMÉE (G.), 1975. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêts de Fontainebleau. III. Influence du peuplement graminéen sur les caractères et l'activité biologique du mull acide. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* **12**, 157-167.

LEMÉE (G.) et coll., 1978. — La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In : LAMOTTE et BOURLIÈRE éd., *Problèmes d'Ecologie, Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres,* Masson, Paris : 75-128.

LEVAL (J. de) et REMACLE (J.), 1974. — Méthode facile d'évaluation de la protéolyse. *Biol. du Sol, Bull. int. d'information,* n° 18 : 11-13.

LIONS (J.C.), 1965. — Contribution à l'étude écologique des peuplements arthropodiens et des Acariens Oribates du sol de la chaîne de la Trévaresse (Bouches-du-Rhône). *Ann. Fac. Sci. Marseille,* **38**, 121-147.

NESHATAEV (Y. N.), RASVOROVA (O.G.) et SHASTNAYA (L.S.), 1966. — [Eléments minéraux et azote apportés au sol dans les résidus des parties aériennes des arbres et des plantes herbacées des principaux types de forêt de chênes de Vorskla]. *Pochvovedenie,* n° 12, 31-39.

REMACLE (J.), 1966. — Etude microbiologique et micromycétique de plantes typiques de divers groupes écologiques. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.,* **99**, 201-219.

REMACLE (J.) et LEVAL (J. de), 1975. — L'application des indices de richesse et d'activité pour la caractérisation microbiologique des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* **12**, 193-199.

WALLWORK (J.A.), 1970. — *Ecology of soil animals.* McGraw-Hill, London, 283 p.

WOLDENDORP (J.W.), 1975. — Nitrification and denitrification in the rhizosphere. *Bull. Soc. bot. Fr.,* Colloque sur la rhizosphère, Paris 1974, 89-107.